Document generated on 07/15/2025 5:28 p.m.

Le Naturaliste canadien

Différenciation biotique et perte de plantes de milieux humides dans les tourbières ombrotrophes boisées

Stéphanie Pellerin, Camille Gratton, Martin Lavoie and Monique Poulin

Volume 147, Number 2, Fall 2023

URI: https://id.erudit.org/iderudit/1105485ar
DOI: https://doi.org/10.7202/1105485ar

See table of contents

Publisher(s)

Société Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (print)
1929-3208 (digital)

Explore this journal

Cite this article

Pellerin, S., Gratton, C., Lavoie, M. & Poulin, M. (2023). Différenciation biotique et perte de plantes de milieux humides dans les tourbières ombrotrophes boisées. *Le Naturaliste canadien*, *147*(2), 57–68. https://doi.org/10.7202/1105485ar

Article abstract

Because of human disturbances and climate warming, tree encroachment has become widespread in ombrotrophic peatlands (bogs). The present study used floristic data collected in 775 survey plots in bogs in 5 bioclimatic domains or subdomains in Québec (Canada), to evaluate the impact of this phenomenon on plant richness and alpha and beta diversity. The results showed that plant richness and diversity generally increased with tree cover, mainly in the southernmost bogs. This was due to the establishment of vascular plants with a stronger affinity for drier habitats and of mosses that grow on woody debris, as well as to a decrease in obligate wetlands species and *Sphagnum* mosses. By contrast, the effect was less significant in bogs in more northern regions. This was probably due to closer similarities between the local plant species assemblages and the species typically found within bogs. The results also showed that the difference in the floristic community between sites in southern bogs increased with increased tree cover. Based on these results, it is important to consider methods to stop or reduce the rate of tree encroachment to ensure the conservation of the unique flora found within bogs.

Tous droits réservés © Société Provancher d'histoire naturelle du Canada, 2023

This document is protected by copyright law. Use of the services of Érudit (including reproduction) is subject to its terms and conditions, which can be viewed online.

https://apropos.erudit.org/en/users/policy-on-use/

érudit

This article is disseminated and preserved by Érudit.

Érudit is a non-profit inter-university consortium of the Université de Montréal, Université Laval, and the Université du Québec à Montréal. Its mission is to promote and disseminate research.

https://www.erudit.org/en/

Différenciation biotique et perte de plantes de milieux humides dans les tourbières ombrotrophes boisées

Stéphanie Pellerin, Camille Gratton, Martin Lavoie et Monique Poulin

Résumé

Le boisement est un phénomène de plus en plus observé dans les tourbières ombrotrophes en réponse aux pressions exercées par les activités humaines et le réchauffement climatique. Nous avons évalué les effets de la présence d'un couvert forestier sur la richesse et la diversité floristiques (alpha et bêta) des tourbières ombrotrophes dans 775 parcelles d'inventaires réparties dans 5 domaines ou sous-domaines bioclimatiques au Québec. Nos résultats montrent que la richesse et la diversité floristiques augmentent avec le couvert forestier, principalement dans les tourbières les plus méridionales. Cette hausse est associée à l'installation d'espèces vasculaires d'affinité terrestre et de mousses ayant comme substrats des débris ligneux. En contrepartie, nous observons une baisse d'espèces obligées des milieux humides et des sphaignes. Nous avons aussi montré que plus le couvert forestier des tourbières méridionales était élevé, plus les communautés floristiques étaient distinctes d'un site à l'autre. L'effet est moins important dans les régions plus nordiques probablement en raison d'un ensemble régional d'espèces plus semblable à celui des tourbières. En fonction de ces résultats, nous croyons important de réfléchir à des méthodes pour freiner ou ralentir le processus de boisement afin d'assurer la conservation de la flore particulière des tourbières.

Mots-clés : communautés floristiques, diversité alpha, diversité bêta, restauration, richesse

Abstract

Because of human disturbances and climate warming, tree encroachment has become widespread in ombrotrophic peatlands (bogs). The present study used floristic data collected in 775 survey plots in bogs in 5 bioclimatic domains or subdomains in Québec (Canada), to evaluate the impact of this phenomenon on plant richness and alpha and beta diversity. The results showed that plant richness and diversity generally increased with tree cover, mainly in the southernmost bogs. This was due to the establishment of vascular plants with a stronger affinity for drier habitats and of mosses that grow on woody debris, as well as to a decrease in obligate wetlands species and *Sphagnum* mosses. By contrast, the effect was less significant in bogs in more northern regions. This was probably due to closer similarities between the local plant species assemblages and the species typically found within bogs. The results also showed that the difference in the floristic community between sites in southern bogs increased with increased tree cover. Based on these results, it is important to consider methods to stop or reduce the rate of tree encroachment to ensure the conservation of the unique flora found within bogs.

Keywords: alpha diversity, beta diversity, plant communities, richness, tree encroachment

Introduction

Les pressions humaines exercées sur les écosystèmes ainsi que les changements climatiques atteignent actuellement un point tel qu'ils engendrent une érosion majeure de la biodiversité que certains chercheurs comparent aux grandes crises d'extinctions géologiques (Turvey et Crees, 2019). De nombreuses actions pour contrer les pertes de biodiversité, notamment la réduction des coupes forestières et la plantation d'arbres, auraient un effet bénéfique sur la crise climatique en favorisant notamment le stockage du carbone (Shin et collab., 2022). En revanche, certaines actions qui seraient bénéfiques pour la biodiversité comme la lutte contre le boisement des écosystèmes naturels non forestiers (par exemple, les prairies ou les alvars) sembleraient avoir des effets plus négatifs sur le climat, ce qui nuirait à leur acceptabilité sociale et à leur mise en place (Shin et collab., 2022).

Stéphanie Pellerin est professeure associée à l'Institut de recherche en biologie végétale de l'Université de Montréal et botaniste au Jardin botanique de Montréal.

stephanie.pellerin.1@umontreal.ca

Camille Gratton était, au moment de cette étude, étudiante au premier cycle en sciences biologiques à l'Université de Montréal.

Martin Lavoie est professeur titulaire au Département de géographie de l'Université Laval et chercheur au Centre d'études nordiques.

martin.lavoie@cen.ulaval.ca

Monique Poulin est professeure titulaire au Département de phytologie de l'Université Laval.

monique.poulin@fsaa.ulaval.ca

Le boisement consiste en une augmentation de la densité, de la couverture et de la biomasse des espèces ligneuses qui n'est pas le résultat d'une activité de plantation. Il affecte les communautés végétales de nombreux écosystèmes naturels non forestiers comme les prairies, les savanes, les marais et les tourbières (Beauregard et collab., 2020 ; Criado et collab., 2020 ; Ho et Chambers, 2020 ; Van Auken, 2000). Les tourbières ombrotrophes de l'hémisphère Nord sont particulièrement touchées depuis quelques décennies par ce phénomène qui semble s'accélérer (p. ex. : Beauregard et collab., 2020 ; Jagosziński et collab., 2018 ; Langdon et collab., 2020 ; Pellerin et collab., 2021). Bien qu'une expansion récente du couvert forestier ait aussi été observée dans certaines tourbières des régions peu habitées (Berg et collab., 2009), le phénomène est beaucoup plus rapide et extensif dans les tourbières des régions plus peuplées comme le sud du Québec (p. ex. : Beauregard et collab., 2020 ; Blanchard et collab., 2018 ; Lavoie et collab., 2022 ; Pellerin et collab., 2021).

Dans ces régions, le boisement résulte généralement d'une combinaison de facteurs tels que le drainage *in situ*, l'abaissement régional de la nappe phréatique, l'eutrophisation associée à la pollution atmosphérique, les feux et les changements climatiques (p. ex. : Beauregard et collab., 2020 ; Jagosziński et collab., 2018 ; Pasquet et collab., 2015 ; Pellerin et Lavoie, 2003). À titre d'exemple, le couvert forestier composé essentiellement de bouleau gris (*Betula populifolia*) a augmenté de 1 004 ha dans 10 tourbières (totalisant 2 951 ha) de la région de la Montérégie depuis les années 1950, mais surtout à partir de la décennie 1980 (Beauregard et collab., 2020). Les auteurs ont associé l'expansion du bouleau gris à l'assèchement des terres au pourtour des tourbières, à des périodes climatiques plus sèches que la normale ainsi qu'à des feux *in situ* d'origine anthropique.

Les études concernant les effets du boisement sur les communautés floristiques des tourbières ombrotrophes sont relativement nombreuses (p. ex. : Blanchard et collab., 2018 ; Gunnarsson et collab., 2002 ; Kapfer et collab., 2011 ; Ohlson et collab., 2001 ; Pasquet et collab., 2015 ; Pinceloup et collab., 2020). La majorité montre que l'augmentation du couvert forestier induit une réduction de l'abondance et de la fréquence des espèces tourbicoles héliophiles et tolérantes à l'humidité tout en favorisant celles d'affinité terrestre plus tolérante à l'ombre et aux conditions édaphiques plus sèches. Dans les régions fortement habitées, le boisement favorise aussi l'établissement d'espèces exotiques envahissantes, telles que le nerprun cathartique (*Rhamnus cathartica*) et le nerprun bourdaine (*Frangula alnus*) (Pasquet et collab., 2015 ; Pellerin et collab., 2021). En ce qui concerne la strate muscinale, on note une réduction du couvert et de la richesse des sphaignes (Limpens et collab., 2003 ; Ohlson et collab., 2001 ; Pasquet et collab., 2015). Globalement, quelques études ont montré que la richesse en espèces était plus grande dans les tourbières ombrotrophes affectées par le boisement que dans celles étant restées ouvertes et dominées par les sphaignes, celles-ci étant naturellement pauvres en espèces (Blanchard et collab., 2018 ; Dyderski et collab., 2015 ; Favreau et collab., 2019 ; Pellerin et collab., 2009 ; Pinceloup et collab., 2020). Toutefois, la plupart de ces études portaient sur un nombre restreint de sites (1 à 16 sites) au sein d'un seul domaine bioclimatique.

D'autre part, des études récentes ont montré qu'une différenciation biotique, c'est-à-dire une augmentation de la biodiversité bêta (variation de la composition en espèces entre les sites d'une région), se produit de concert avec le boisement (Favreau et collab., 2019 ; Pinceloup et collab., 2020). Cette différenciation résulterait de l'introduction locale d'espèces forestières qui ne sont pas les mêmes d'une tourbière à l'autre. Puisque la flore des tourbières ombrotrophes dans les régions méridionales se distingue fortement de celle des forêts environnantes, certains ont émis l'hypothèse que le boisement entrainait une homogénéisation biotique régionale (Lachance et collab., 2005 ; Laine et collab., 1995 ; Pasquet et collab., 2015). Ainsi, les communautés floristiques des tourbières ombrotrophes deviendraient de plus en plus similaires à celles des forêts mixtes ou feuillues avoisinantes, provoquant du même coup une perte de diversité à l'échelle régionale.

L'objectif de la présente étude était d'évaluer les conséquences potentielles du boisement sur la richesse et la diversité floristiques des tourbières ombrotrophes du Québec, et ce, sur un grand gradient latitudinal. Nous avons aussi évalué si la présence d'un couvert forestier entrainait une différenciation biotique dans les tourbières, et si celle-ci était limitée à certaines régions. Comme nous n'avons pas eu recours à une approche historique pour notre étude (quantification de la biodiversité avant et après un phénomène de boisement), mais plutôt utilisé le recouvrement de la strate arborescente comme une indication du boisement, nous emploierons le terme « couvert forestier » plutôt que « boisement » par la suite. Nous avons émis l'hypothèse que la richesse et la diversité augmentaient avec le couvert forestier, mais seulement pour les plantes vasculaires en raison de la présence locale d'espèces associées à des habitats forestiers terrestres en remplacement des sphaignes. Nous croyons aussi que cette hausse de richesse sera plus importante dans les tourbières du sud qui sont plus affectées par les activités humaines et le réchauffement climatique. Enfin, nous pensons que plus le couvert forestier sera important, plus les communautés floristiques seront distinctes d'un site à l'autre (diversité bêta plus grande). Encore une fois, nous croyons que cette différenciation des communautés sera plus grande dans les tourbières du sud que dans celles des régions boréales et nordiques.

Méthodes

Sites d'étude

L'étude a porté sur les tourbières ombrotrophes du Québec, soit celles qui sont principalement alimentées en eau et en éléments minéraux par les précipitations. La sélection des sites a été faite à partir d'une base de données sur la biodiversité des tourbières qui comprend 7 707 parcelles d'inventaires phytosociologiques réparties dans 1 002 tourbières à travers la province (S. Pellerin, données non publiées). Chacune des parcelles compte minimalement un inventaire floristique avec le pourcentage de recouvrement des espèces (évaluation visuelle

du couvert de chaque espèce), la superficie d'échantillonnage, l'année de l'inventaire, les coordonnées géographiques (ou du moins celles du centre de la tourbière où se trouve la parcelle) ainsi qu'une description générale de l'habitat et des groupements végétaux présents. La nomenclature des espèces vasculaires dans les données originales a été uniformisée avec la Base de données des plantes vasculaires du Canada (VASCAN ; Brouillet et collab., 2010+) et avec la Flore des bryophytes du Québec-Labrador (Faubert, 2012 ; 2013 ; 2014) pour les mousses et les sphaignes.

Dans le cadre de cette étude, nous avons utilisé seulement les parcelles échantillonnées dans les tourbières ombrotrophes uniformes (sans mares). De plus, toutes les parcelles sélectionnées avaient la même superficie d'échantillonnage (400 m^2), pour éviter un biais aire-espèce. Les parcelles devaient aussi avoir été échantillonnées pour les taxons vasculaires et les bryophytes. Les parcelles ayant plus de 10 % des taxons identifiés seulement au genre ont été exclues. Enfin, des données sur le recouvrement de la strate arborescente (arbres de plus de 5 m de hauteur) devaient être disponibles. Toutes les tourbières situées au sud du fleuve Saint-Laurent ont été échantillonnées par le même groupe de biologistes issu des laboratoires de Monique Poulin et de Stéphanie Pellerin. Pour les tourbières au nord du fleuve Saint-Laurent, les échantillonnages ont été faits par 8 personnes différentes, mais nous n'avons gardé que ceux produits par des botanistes reconnus. Comme mentionné précédemment, nous n'avons pas une quantification historique du boisement, mais toutes les parcelles forestières (couvert > 60 %) échantillonnées au sud du fleuve l'ont été dans des tourbières ayant subi un boisement au cours des 50 dernières années (observation de photographies aériennes anciennes et récentes).

Les parcelles répondant à tous ces critères ont par la suite été séparées selon le domaine ou sous-domaine bioclimatique où elles se trouvent (MFFP, 2021). Ceux possédant moins de 20 parcelles d'inventaires ont été exclus de l'étude. Pour éviter d'exclure trop de parcelles, celles se trouvant au sein des érablières, soit les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme (*Carya cordiformis*), de l'érablière à tilleul (*Tilia americana*) et de l'érablière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) ont été regroupées. Au sein des différents domaines ou sous-domaines, nous n'avons conservé que les parcelles dont les inventaires avaient été réalisés au cours d'une même décennie. Enfin, les parcelles très excentriques (c.-à-d., situées à plus de 150 km à vol d'oiseau des autres parcelles du même domaine ou sous-domaine) ont été exclues. Au total, 775 parcelles font partie de l'étude et elles se trouvent dans les érablières, la sapinière à bouleau jaune de l'Est, la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest, la pessière à mousses de l'Ouest et la pessière à lichens (figure 1 ; tableau 1).

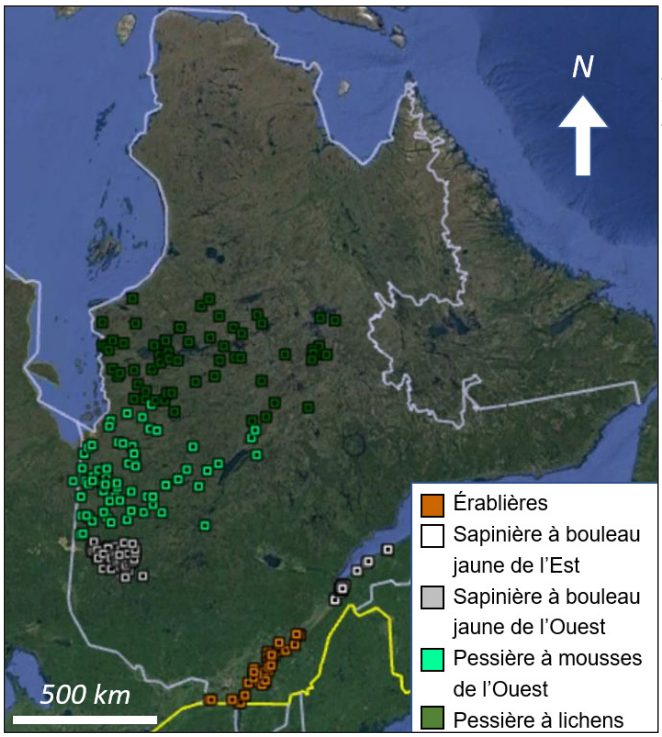

Image : IBCAO, U.S. Geological Survey

Figure 1. Carte montrant la répartition des 775 parcelles d'inventaires dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec utilisées dans cette étude.

Tableau 1. Richesse taxonomique dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec. La somme des taxons d'affinité terrestre et humide ne concorde pas avec le total des plantes vasculaires, car la catégorie des plantes vasculaires inclut aussi les taxons d'affinité facultative, soit ceux autant présents en milieux humides qu'en milieux terrestres.

	Ensemble du Québec	Domaine ou sous-domaine bioclimatique				
		Érablières*	Sapinière à bouleau jaune de l'Est	Sapinière à bouleau jaune de l'Ouest	Pessière à mousses de l'Ouest	Pessière à lichens
Nombre de parcelles	775	153	115	368	71	68
Nombre de taxons	392	231	242	77	148	135
Plantes vasculaires	293	171	170	52	107	91
Affinité terrestre	72	47	32	5	15	9
Affinité humide	162	87	104	36	75	62
Bryophytes	99	60	102	25	41	44
Mousses	67	36	83	8	18	22
Sphaignes	32	24	19	17	23	22

* Ce groupe comprend les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune.

Richesse et diversité alpha

La richesse floristique a été évaluée comme étant le nombre total de taxons différents dans une parcelle. Elle a été calculée pour l'ensemble de la flore ainsi que séparément pour les taxons vasculaires et les bryophytes. Ces dernières ont également été subdivisées entre les mousses (Bryopsida et Polytrichopsida) et les sphaignes. Nous avons par contre exclu les hépatiques de nos analyses considérant qu'elles ont été souvent identifiées de façon fortuite lors des inventaires. De plus, nous avons séparé les taxons vasculaires entre ceux de milieux humides et ceux de milieux terrestres à l'aide de Bazoge et collab. (2014), de Lapointe (2014) et de la *National wetland plant list* (U.S. Army Corps of Engineers, 2020). Nous avons considéré les taxons « obligés » et « facultatifs des milieux humides » comme étant ceux de milieux humides et les taxons « terrestres » et « facultatifs des milieux terrestres » comme étant ceux des milieux terrestres. Les taxons facultatifs (aussi présents en milieux terrestres qu'en milieux humides) ont été pris en compte seulement dans la catégorie « plantes vasculaires totales ».

Pour chacune des parcelles, nous avons calculé 2 indices de biodiversité, soit l'indice d'entropie de Shannon (Shannon et Weaver, 1963) et l'indice de diversité de Simpson (Pielou, 1969 ; Simpson, 1949). L'indice d'entropie de Shannon décrit la structure d'une communauté en tenant compte à la fois de la richesse taxonomique et de la proportion de chaque taxon par rapport à l'ensemble des taxons. Il varie habituellement de 0 à 5 et plus sa valeur est grande, plus la communauté est diversifiée. L'indice de diversité de Simpson permet de calculer la probabilité que 2 individus choisis au hasard appartiennent au même taxon. Cet indice varie de 0 à 1, une valeur de 1 étant la probabilité maximale que les taxons soient différents, ce qui suggère une plus grande diversité.

Afin d'évaluer si les différentes richesses et les indices de diversité étaient influencés par le couvert forestier, nous avons réalisé des corrélations de rang de Spearman, car les données ne suivaient pas une loi normale. Les corrélations ont été faites à l'échelle de la parcelle pour chaque domaine ou sous-domaine séparément et pour l'ensemble des parcelles du territoire d'étude.

Diversité bêta

Nous avons tout d'abord classé l'ensemble des parcelles d'inventaires selon leur pourcentage de couvert forestier. Par la suite, elles ont été subdivisées en 3 groupes selon le niveau de couvert : faible (de 0 à 3 % de recouvrement de la strate arborescente), moyen (de 15 à 40 %) et élevé (> 60 %). Pour déterminer si le couvert forestier influence la diversité bêta des tourbières, nous avons d'abord calculé l'indice de similarité de Sørensen entre les différents groupes (Sørensen, 1948). Cet indice varie de 0 à 1, un indice de 1 signifiant une similarité taxonomique totale. Puisqu'aucune parcelle ayant plus de 60 % de couvert forestier n'était présente dans la pessière à mousses de l'Ouest et dans la pessière à lichens et seulement 2 dans celui de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest, nous avons donc calculé l'indice de Sørensen seulement entre les niveaux faible et moyen.

En complément, nous avons utilisé des tests d'homogénéité de la variance pour les dispersions multivariées (Anderson et collab., 2006) afin d'évaluer les différences de diversité bêta et de composition entre les groupes de niveaux de couvert forestier pour les 2 domaines ayant des parcelles d'inventaires dans le niveau le plus élevé (érablières et sapinière à bouleau jaune de l'Est). Pour ce faire, nous avons créé, pour chaque domaine, une matrice de distance site par site en utilisant l'indice de Jaccard (Legendre et Gallagher, 2001) sur la matrice espèces par site, puis nous avons calculé le centroïde de chaque groupe de sites (les groupes correspondent au niveau de couvert forestier). Au préalable, nous avons sélectionné aléatoirement un nombre de parcelles similaires entre les groupes (entre 20 et 30). Ensuite, nous avons calculé la distance de chaque site au centroïde de son groupe. La dispersion de ces distances (la variance intragroupe) a été employée comme une estimation de la diversité bêta (plus la variance intragroupe est élevée, plus la diversité bêta l'est aussi). Nous avons utilisé une analyse de variance (ANOVA) avec 9 999 permutations pour tester si cette mesure de la dispersion au centroïde différait entre les groupes. Des tests de Tukey ont servi à comparer les distributions de dispersion pour chaque paire de niveaux de couvert. Pour évaluer s'il y avait un changement de composition entre les groupes, nous avons testé les différences de position des centroïdes en employant une analyse multivariée de la variance (PERMANOVA ; Anderson, 2001) pour laquelle le niveau de signification a été évalué à l'aide de 9 999 permutations avec une statistique pseudo-F.

Résultats

Couvert forestier

Le couvert moyen de la strate arborescente était de 15 % pour l'ensemble des 775 parcelles d'inventaires (figure 2a). Il variait de 6 % dans les tourbières de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest à 40 % pour celles de la sapinière à bouleau jaune de l'Est. L'importance du couvert forestier variait peu d'un site à l'autre dans la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest, et ce, malgré le fait que le nombre de parcelles y était plus élevé (368) que dans tous les autres domaines ou sous-domaines.

À l'échelle du Québec, les espèces arborescentes les plus fréquentes étaient l'épinette noire (*Picea mariana*) et le mélèze laricin (*Larix laricina* ; tableau 2). Elles étaient aussi les plus fréquentes dans les tourbières des différents domaines ou sous-domaines (et dans le même ordre), sauf pour ce qui était des tourbières présentes plus au sud dans les érablières. À cet endroit, le mélèze laricin était l'espèce la plus fréquente suivie de l'épinette noire et du bouleau gris, puis de l'érable rouge (*Acer rubrum*). Nous observons également une fréquence relativement élevée du pin gris (*Pinus banksiana*) dans les tourbières de la sapinière à bouleau jaune de l'Est.

Richesse et diversité alpha

Au total, 392 taxons ont été identifiés dans les 775 parcelles d'inventaires, soit 293 taxons vasculaires et 99 taxons invasculaires (tableau 1). Le nombre total de taxons par domaine bioclimatique variait de 77 dans les parcelles des

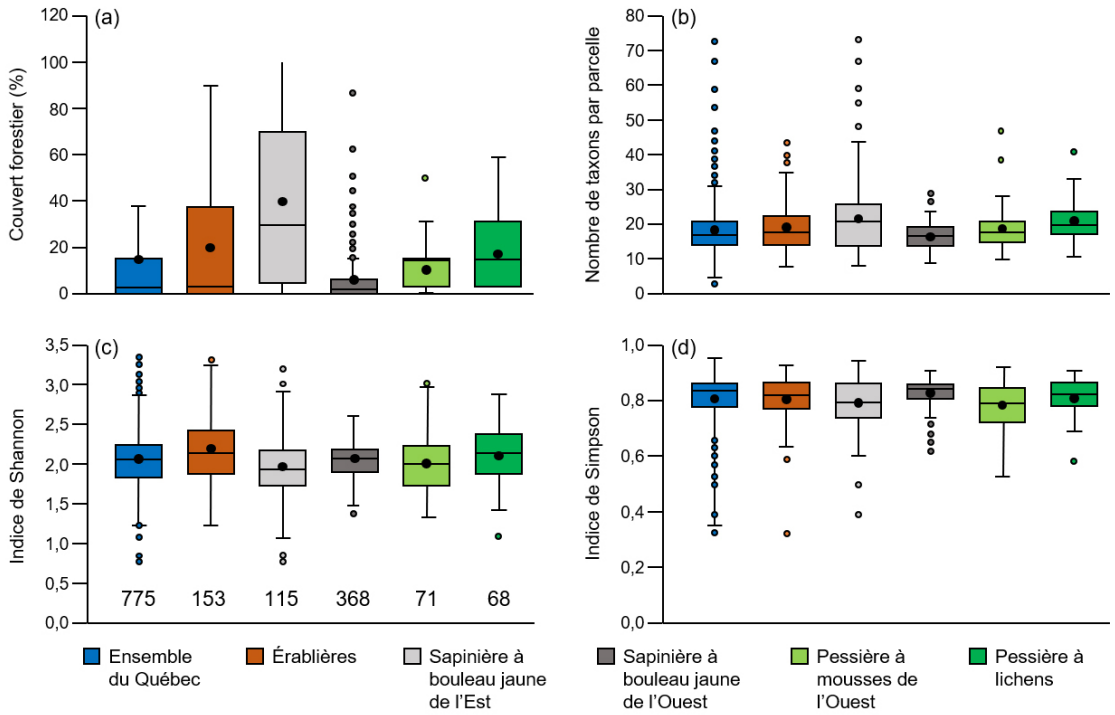

Figure 2. **Diagrammes en boîte à moustaches représentant la variance : a) du couvert forestier (%), b) du nombre total de taxons (vasculaires, mousses et sphaignes) par parcelle, c) de l'indice d'entropie de Shannon, d) de l'indice de diversité de Simpson dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec et les différents domaines ou sous-domaines bioclimatiques. Le nombre de parcelles dans chaque région est indiqué dans la vignette (c). Les lignes supérieure, centrale et inférieure de la boîte à moustaches correspondent respectivement au 75^{e}, au 50^{e} et au 25^{e} percentile. Le point noir correspond à la moyenne. Les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1,5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3^{e} quartile). Les valeurs à l'extérieur des moustaches sont représentées par des points clairs et correspondent généralement à des valeurs extrêmes.**

Tableau 2. Fréquence des principaux arbres et des autres espèces de plantes vasculaires (pourcentage des parcelles où l'espèce est présente) dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec. Seul le pourcentage des 5 espèces les plus fréquentes pour chaque domaine et sous-domaine bioclimatique est indiqué (pourvu qu'il soit supérieur à 10 %).

Espèces	Ensemble du Québec	Domaine ou sous-domaine bioclimatique				
		Érablières*	Sapinière à bouleau jaune de l'Est	Sapinière à bouleau jaune de l'Ouest	Pessière à mousses de l'Ouest	Pessière à lichens
ARBRES						
Abies balsamea		12	14		17	
Acer rubrum		31				
Betula populifolia	12	51				
Larix laricina	57	66	57	53	56	65
Picea mariana	86	51	81	99	91	95
Pinus banksiana			26			
Thuya occidentalis			11			
AUTRES ESPÈCES DE PLANTES VASCULAIRES						
Chamaedaphne calyculata	86	70	72	97	87	84
Eriophorum vaginatum		54				
Kalmia angustifolia	77	82	95	83		
Kalmia polifolia	74			95	76	74
Rhododendron groenlandicum	84	70	89	89	69	96
Rubus chamaemorus					65	94
Vaccinium angustifolium			86			
Vaccinium oxyccocos	74	52	47	89	86	78

* Ce groupe comprend les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune.

tourbières de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest à 242 dans celles de la sapinière à bouleau jaune de l'Est. C'est également dans la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest que le nombre moyen de taxons par parcelle était le plus faible (17 taxons), tandis qu'il était le plus élevé dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est (21 taxons ; figure 2b).

À l'échelle du Québec et des différents domaines ou sous-domaines, les éricacées (p. ex. : *Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum*) étaient, à l'exclusion des arbres, les espèces vasculaires les plus fréquentes (tableau 2). Hormis les éricacées, la chicouté (*Rubus chamaemorus*) était particulièrement fréquente dans les tourbières situées plus au nord, soit dans la pessière à mousses de l'Ouest et la pessière à lichens. La linaigrette dense (*Eriophorum vaginatum* subsp. *spissum*) était, pour sa part, parmi les espèces les plus fréquentes des tourbières situées dans les érablières.

Chez les sphaignes, celles qui étaient habituellement les plus fréquentes étaient la sphaigne grêle (*Sphagnum capillifolium*), la sphaigne trompeuse (*Sphagnum fallax*), la sphaigne brune (*Sphagnum fuscum*) et la sphaigne de Magellan (*Sphagnum magellanicum*) (tableau 3). Cette dernière est toutefois désormais considérée comme absente du Québec (Hassel et collab., 2018). Il s'agirait donc, soit de la sphaigne divine (*Sphagnum dividum*) ou de la sphaigne moyenne (*Sphagnum medium*). Dans la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest, la sphaigne délicate (*Sphagnum tenellum*) était particulièrement fréquente. Les autres bryophytes les plus fréquentes étaient principalement des espèces du genre *Dicranum* ou encore *Pleurozium schreberi*.

Pour la flore totale, plus le couvert forestier était élevé et plus la richesse en taxons augmentait lorsque l'ensemble des parcelles à l'étude étaient prises en compte ainsi que localement dans celles présentes dans les érablières (tableau 4). Cette relation positive était aussi significative lorsque seule la richesse des taxons vasculaires était prise en compte. La hausse de la richesse en taxons vasculaires avec la fermeture du couvert forestier semble essentiellement attribuable à l'installation de taxons d'affinité terrestre (tableau 4). La seule tendance divergente concernant la richesse vasculaire et le couvert forestier est observable dans les tourbières les plus nordiques (au sein de la pessière à lichens). Ici, la richesse des taxons vasculaires, surtout ceux d'affinité humide, diminuait avec l'augmentation du couvert forestier.

Tableau 3. Sphaignes et mousses (Bryopsida et Polytrichopsida) les plus fréquentes (pourcentage des parcelles où l'espèce est présente) dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec. Seul le pourcentage des 5 espèces les plus fréquentes pour chaque domaine et sous-domaine bioclimatique est indiqué (pourvu qu'il soit supérieur à 10 %).

Espèces	Ensemble du Québec	Domaine ou sous-domaine bioclimatique				
		Érablières*	Sapinière à bouleau jaune de l'Est	Sapinière à bouleau jaune de l'Ouest	Pessière à mousses de l'Ouest	Pessière à lichens
SPHAIGNES						
Sphagnum angustifolium		30				
Sphagnum capillifolium	71	69	39	88	55	56
Sphagnum fallax	34	40			59	56
Sphagnum fuscum	62	48	24	77	63	76
Sphagnum magellanicum	48	56	39	48	54	37
Sphagnum pulchrum				52		
Sphagnum rubellum			37			
Sphagnum russowii			19		30	49
Sphagnum tenellum	37			76		
MOUSSES						
Aulacomnium palustre		23				
Dicranum fuscescens						15
Dicranum undulatum	32	16	30	41	15	34
Dicranum polysetum	13	22	38		21	16
Pohlia nutans			33			
Pleurozium schreberi	37	35	69	18	48	72
Ptilium crista-castrensis					11	25
Polytrichum strictum	19	66	42			

* Ce groupe comprend les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune.

Tableau 4. Coefficients de corrélation de Spearman entre le couvert forestier (%) et la richesse taxonomique dans les tourbières uniformes du Québec et selon les domaines ou sous-domaines bioclimatiques. Les corrélations significatives ($p < 0,05$) sont indiquées en gras.

	Ensemble du Québec	Domaine ou sous-domaine bioclimatique				
		Érablières*	Sapinière à bouleau jaune de l'Est	Sapinière à bouleau jaune de l'Ouest	Pessière à mousses de l'Ouest	Pessière à lichens
Flore totale	**0,31**	**0,63**	0,17	0,10	0,02	−0,03
Flore vasculaire	**0,29**	**0,57**	0,08	0,03	−0,08	**−0,24**
Affinité terrestre	**0,42**	**0,69**	**0,22**	0,00	0,01	0,00
Affinité humide	0,01	0,02	−0,12	0,06	0,03	**−0,43**
Flore invasculaire	**0,23**	**0,26**	**0,24**	**0,16**	**0,22**	**0,27**
Mousses	**0,54**	**0,46**	**0,35**	**0,22**	**0,57**	**0,72**
Sphaignes	**−0,33**	**−0,19**	0,07	0,06	**−0,30**	**−0,40**
Indice d'entropie de Shannon	0,09	**0,60**	0,05	0,13	0,03	0,17
Indice de diversité de Simpson	−0,02	**0,25**	0,03	0,09	0,07	−0,17

* Ce groupe comprend les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune.

Tableau 5. Indice de similarité de Sørensen entre les parcelles avec un niveau de boisement faible (0 à 3 %), moyen (15 à 40 %) et élevé (> 60 %) dans les tourbières ombrotrophes uniformes du Québec. Aucune parcelle avec un couvert forestier de plus de 60 % n'était présente dans le sous domaine de la pessière à mousses de l'Ouest et dans le domaine de la pessière à lichens, et seulement 2 étaient présentes dans le sous-domaine de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest.

Niveaux de boisement comparés	Domaine ou sous-domaine bioclimatique				
	Érablières*	Sapinière à bouleau jaune de l'Est	Sapinière à bouleau jaune de l'Ouest	Pessière à mousses de l'Ouest	Pessière à lichens
Faible *vs* moyen	0,63	0,63	0,85	0,62	0,65
Moyen *vs* élevé	0,51	0,63	–	–	–
Faible *vs* élevé	0,49	0,53	–	–	–

* Ce groupe comprend les domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune.

Pour la flore invasculaire, le nombre de taxons total ainsi que celui des mousses augmentaient avec le couvert forestier dans les parcelles de tous les domaines bioclimatiques. À l'opposé, la richesse des sphaignes diminuait avec l'augmentation du couvert forestier, sauf dans les parcelles des sapinières où aucun changement n'a été noté (tableau 4).

L'indice d'entropie de Shannon moyen pour l'ensemble des parcelles était de 2,1 et variait de 2,0 à 2,2 selon les régions (figure 2c). Pour sa part, la valeur de l'indice de diversité de Simpson moyen était relativement élevée (0,81) pour l'ensemble des parcelles, et similaire pour toutes les régions (de 0,78 à 0,83, figure 2d). Ces 2 indices de diversité augmentaient significativement avec le couvert forestier pour les tourbières situées dans les érablières (tableau 4), ce qui indique que plus la parcelle était boisée, plus sa diversité alpha était grande dans cette région.

Diversité bêta

L'indice de similarité de Sørensen entre les parcelles avec un faible niveau de couvert forestier (0 à 3 %) et celles avec un niveau moyen (15 à 40 %) variait de 0,62 à 0,85 (tableau 5). La similitude floristique entre ces 2 niveaux était maximale pour les tourbières de la sapinière à bouleau jaune de l'Ouest. Pour les 2 domaines où des parcelles avec un niveau élevé de couvert forestier étaient présentes, les indices de Sørensen étaient les plus grands entre les groupes de niveaux de couvert faible et moyen, et les plus petits entre les groupes de niveaux de couvert faible et élevé.

Selon les analyses d'homogénéité pour les dispersions multivariées, la diversité bêta dans les tourbières des érablières était significativement plus grande pour les parcelles ayant un niveau de couvert forestier élevé que pour celles ayant un niveau de couvert forestier moyen ou faible ($F = 18,89$ et $p = 0,0001$; figure 3a). Ceci indique que la composition floristique était plus homogène d'une parcelle à l'autre dans les sites où le niveau de couvert forestier était faible et moyen que dans ceux où le niveau de couvert forestier était élevé. La position des centroïdes des 3 groupes de couvert forestier était aussi significativement différente ($F = 11,18$ et $p = 0,0001$; figure 3a), ce qui indique un renouvellement des espèces entre les groupes et donc une composition floristique différente.

Pour ce qui est des tourbières du sous-domaine de la sapinière à bouleau jaune de l'Est, la diversité bêta était similaire entre les 3 groupes de niveaux de couvert forestier ($F = 1,23$ et $p = 0,18$; figure 3b). La position des centroïdes des 3 groupes de couvert forestier était par contre significativement

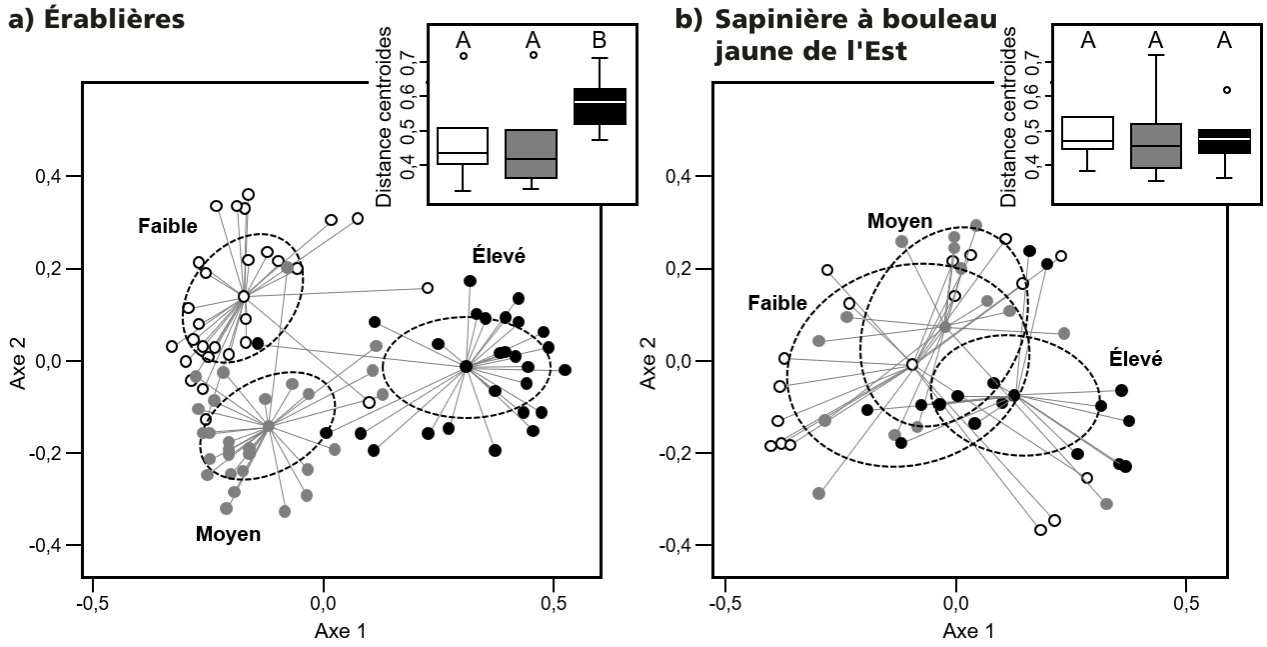

Figure 3. Dispersion multivariée (diversité bêta) entre les parcelles avec un niveau de couvert forestier faible (0 à 3 %), moyen (15 à 40 %) et élevé (> 60 %) dans les tourbières ombrotrophes uniformes a) des domaines bioclimatiques des érablières et b) du sous-domaine de la sapinière à bouleau jaune de l'Est au Québec. Les résultats sont présentés à l'aide des 2 premiers axes d'une analyse en coordonnées principales. Les ovales pointillés représentent les ellipses des écarts-types. Les diagrammes à moustaches (en mortaise) représentent la dispersion des distances des placettes par rapport au centroïde pour chaque groupe. Les lignes supérieure, centrale et inférieure de la boîte à moustaches correspondent respectivement au 75e, au 50e et au 25e percentile. Les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1,5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3e quartile). Les valeurs à l'extérieur des moustaches sont représentées par des points, et correspondent généralement à des valeurs extrêmes. Les groupes dont la diversité bêta est significativement différente sont indiqués par les lettres majuscules A et B.

différente (F = 2,84 et p = 0,0001 ; figure 3b), ce qui suggère un renouvellement des espèces entre les groupes. Celui-ci semble toutefois moins important que pour les tourbières des érablières, car les centroïdes étaient plus rapprochés entre eux.

Discussion

Cette étude est, à notre connaissance, la seule ayant tenté d'évaluer les conséquences probables du boisement des tourbières ombrotrophes sur leur flore en se basant sur un nombre élevé de sites (775) répartis sur un long gradient latitudinal de 45° N. à 55° N. Nos résultats suggèrent que le boisement pourrait entrainer des changements importants dans la richesse et la diversité floristique des tourbières ombrotrophes, surtout dans les régions plus méridionales, puisque leur richesse et leur diversité sont généralement corrélées avec le couvert forestier. Une réflexion sur la gestion du phénomène semble donc nécessaire dans un contexte où les milieux humides sont fortement sous pression et pour lesquels une modification de leur flore peut entrainer des effets en cascade sur leurs communautés animales, leurs fonctions et leurs services écologiques (p. ex. : Lachance et collab., 2005 ; Wertebach et collab., 2014).

Richesse et diversité alpha

En accord avec notre hypothèse de départ, nous avons montré que la richesse et la diversité floristique des tourbières ombrotrophes augmentaient avec le couvert forestier. Toutefois, régionalement, cette tendance était significative seulement pour les tourbières les plus méridionales, soit celles situées dans les érablières. Les parcelles dans cette région sont d'ailleurs les seules, avec celles de la sapinière à bouleau jaune de l'Est (où la tendance positive est presque significative ; p = 0,08), à avoir des sites fortement boisés (couvert forestier > 60 %), ce qui pourrait expliquer en partie ce résultat. En effet, la présence abondante d'arbres diminue généralement les forts filtres environnementaux présents dans les tourbières ombrotrophes en favorisant notamment la déshydratation du sol par le biais de l'interception des précipitations et de l'augmentation de l'évapotranspiration (Holmgren et collab., 2015 ; Jutras et collab., 2006 ; Sarkkola et collab., 2010). Elle engendre aussi une plus grande disponibilité des éléments nutritifs dans le sol par la présence d'une litière et d'un humus forestier caractérisés par une décomposition plus rapide que celle des sphaignes (Limpens et collab., 2003 ; Paradis et Rochefort, 2017 ; Wertebach et collab., 2014). De plus, ces tourbières sont les plus affectées par les perturbations humaines (p. ex. : drainage, routes) qui facilitent l'introduction d'espèces généralistes ou exotiques (Dubé et collab., 2011 ; Pasquet et collab., 2015 ; Tousignant et collab., 2010) dans ces écosystèmes qui sont généralement résistants à ce type d'introduction (Chytrý et collab., 2008).

Conformément à nos attentes, l'accroissement de la richesse floristique avec le couvert forestier était essentiellement le fruit de l'introduction d'espèces vasculaires d'affinité terrestre, surtout forestières (p. ex. : l'érable à épis [*Acer spicatum*], le liseron des champs [*Convolvulus arvensis*] et le chèvrefeuille du Canada [*Lonicera canadensis*]). Toutefois, contrairement à ce qui est souvent observé (p. ex. : Blanchard et collab., 2018 ; Kapfer et collab., 2011 ; Pinceloup et collab., 2020), nous n'avons pas été en mesure de montrer une baisse de la richesse en espèces de milieux humides (espèces obligatoires ou facultatives des milieux humides), sauf dans les tourbières les plus nordiques de la pessière à lichens. Dans les régions méridionales (érablières), cette absence de tendance semble liée aux espèces facultatives des milieux humides (50 espèces), car leur richesse était stable lorsque mise en relation avec le couvert forestier (rho de Spearman 0,02 ; $p > 0{,}05$). À l'opposé, la richesse en espèces obligatoires diminuait (rho de Spearman −0,25 ; $p \leq 0{,}001$). D'ailleurs, 23 des 37 espèces obligatoires des milieux humides observées dans les tourbières situées dans les érablières, comme l'andromède glauque (*Andromeda polifolia* var. *latifolia*), le bouleau nain (*Betula pumila*) et la linaigrette dense, étaient absentes des sites fortement boisés. Dans les sites plus nordiques de la pessière à lichens, l'absence d'une augmentation d'espèces de milieux terrestres pourrait être liée à un bassin régional d'espèces plus petit en raison des conditions climatiques plus rigoureuses (Qian et Ricklefs, 2007) et à un couvert forestier généralement plus faible.

Contrairement à notre principale hypothèse, la hausse de la richesse floristique avec le couvert forestier n'est pas seulement associée aux espèces vasculaires. En effet, la richesse en espèces invasculaires augmente aussi avec le couvert forestier, et ce, dans toutes les régions à l'étude. Cette hausse est par contre associée aux mousses, car la richesse des sphaignes diminuait dans 3 des 5 régions. L'augmentation de la richesse des mousses avec le couvert forestier pourrait être attribuable à une diversification des microhabitats leur étant favorables, tels que les débris ligneux au sol ou encore la base des arbres. En effet, la plupart des espèces présentes seulement dans les sites fortement boisés, telles que la dorure des forêts (*Brotherella recurvans*), la buissonnette à feuilles tordues (*Bryhnia novaeangliae*), la fougerole commune (*Callicladium haldanianum*) et la mnie ponctuée (*Rhizomnium punctatum*), poussent habituellement sur ce type de substrat (Faubert, 2014). De son côté, la baisse de la richesse en sphaignes est sans doute attribuable aux nouveaux filtres environnementaux créés par les arbres (ombre, sécheresse, litière forestière) qui leur sont défavorables (Laine et collab., 1995 ; Limpens et collab., 2003 ; Ohlson et collab., 2001). Les seules sphaignes fréquentes dans les sites fortement boisés étaient la sphaigne de Girgensohn (*Sphagnum girgensohnii*), qui est l'espèce la plus fréquente dans les forêts de conifères au Québec, et la sphaigne de Russow (*Sphagnum russowii*) qui est aussi associée aux pessières à mousses et aux sites perturbés (Faubert, 2013).

Diversité bêta

Nous avons d'abord montré que la similarité en espèces des communautés floristiques des tourbières dans les régions méridionales (érablières et sapinière à bouleau jaune de l'Est) était minimale entre les niveaux faible et élevé de couvert forestier. Le nombre d'espèces communes aux 2 niveaux de couvert forestier était relativement similaire dans les 2 régions (49 % dans les érablières et 53 % dans la sapinière). Par contre, alors que la perte de similitude dans les érablières semble associée à l'ajout de nouvelles espèces dans les sites fortement boisés (32 % d'espèces uniques à ces sites), dans les pessières il s'agirait plutôt de la perte d'espèces liée au couvert (26 % d'espèces uniques aux sites sans arbres) qui serait la principale responsable de la faible similitude.

Conformément à notre hypothèse et aux observations rapportées auparavant dans des études plus locales (Favreau et collab., 2019 ; Pinceloup et collab., 2020), nous avons montré que plus le couvert forestier des tourbières était important, plus les communautés floristiques étaient distinctes d'un site à l'autre. Toutefois, cette distinction n'était significative que dans les tourbières des domaines des érablières et pour le niveau élevé de couvert forestier. Les érablières, surtout celles à caryer cordiforme, sont les peuplements forestiers les plus riches en espèces au Québec (Brisson, 2009), et les communautés forestières sur sol minéral sont fortement distinctes de celles des tourbières ombrotrophes, ce qui n'est pas nécessairement le cas dans les régions boréales (Lachance et collab., 2005). La plus grande similarité entre l'assemblage régional d'espèces des milieux terrestres de la sapinière à bouleau jaune de l'Est et la flore des tourbières pourrait donc expliquer qu'aucun effet du couvert forestier sur la diversité bêta n'ait été trouvé dans cette région. Cette hypothèse est en partie corroborée par un écart plus faible de composition floristique entre les 3 niveaux de couvert forestier comme indiqué par la position des centroïdes dans l'analyse en coordonnées principales (figure 3).

Implications pour la conservation

Les milieux humides sont parmi les écosystèmes les plus menacés de la planète en raison des activités humaines (Davidson, 2014). Au Québec, les tourbières ombrotrophes sont particulièrement sujettes au boisement, ce qui affecte négativement leur flore particulière (p. ex. : Blanchard et collab., 2018 ; Favreau et collab., 2019 ; Pasquet et collab., 2015 ; Pinceloup et collab., 2020). Les résultats de notre étude portant sur les relations entre la biodiversité et le couvert végétal viennent appuyer ces connaissances. En effet, nous avons montré que la richesse et la diversité floristiques (alpha et bêta) des tourbières ombrotrophes uniformes augmentaient avec le couvert forestier. Cette hausse est toutefois associée à l'installation d'espèces vasculaires d'affinité terrestre et de mousses ayant comme substrat des débris ligneux. En contrepartie, la richesse des espèces obligées des milieux humides et des sphaignes était moindre. Ces différences étaient plus importantes dans les tourbières au sud du fleuve

Saint-Laurent, région où, il y a 40-50 ans, toutes les parcelles forestières à l'étude étaient sans arbres.

Les changements floristiques peuvent avoir des conséquences majeures sur les communautés fauniques en plus de mettre en péril les fonctions et les services écologiques que les tourbières fournissent (Lachance et collab., 2005 ; Warren et collab., 2007 ; Wertebach et collab., 2014 ; Zhang et collab., 2019). Par exemple, puisque les tourbières accumulent des quantités importantes de carbone, elles jouent un rôle prépondérant dans le cycle planétaire du carbone (Loisel et collab., 2017). Bien qu'une étude récente ait montré que les tourbières forestières et semi-forestières des régions boréales stockent des quantités importantes de carbone dans leur sol (Beaulne et collab., 2021), elles emmagasineraient moins de carbone organique que les tourbières ouvertes (Beaulne et collab., 2021 ; Magnan et collab., 2020). Nous pouvons donc supposer que cette accumulation est encore moins grande dans les tourbières forestières du sud du Québec qui sont plus sèches et où les sphaignes sont peu abondantes dans la strate muscinale, les sphaignes étant les espèces clés de l'accumulation de la matière organique (Van Breemen, 1995). Pour maintenir les fonctions et la biodiversité des tourbières ombrotrophes des régions méridionales, il semble donc important de réfléchir à des actions pouvant être mises de l'avant pour contrer le boisement.

Les études sur la gestion du couvert forestier sont peu nombreuses et la plupart ont été réalisées sur des superficies relativement restreintes (p. ex. : Cholet, 2010 ; Kamocki et collab., 2017). Dans les tourbières drainées, le blocage des canaux de drainage en combinaison avec des coupes forestières sélectives semble donner des résultats intéressants, du moins quand le couvert forestier est limité (pour une discussion sur ces techniques, voir Blanchard et collab., 2018). Dans les tourbières sans canal de drainage *in situ*, la coupe forestière peut aussi être envisagée, mais le succès semble plus mitigé et des efforts récurrents nécessaires (Cholet, 2010).

Dans un tel contexte, la première action à mettre en place pour protéger les tourbières du boisement semble être d'éviter si possible toutes activités le favorisant, notamment le drainage, dans et au pourtour des sites. L'établissement de zones tampons où les activités humaines sont limitées au pourtour des sites protégés devrait également être favorisé, bien que les études sur l'étendue nécessaire de ces zones soient manquantes. Enfin, il serait nécessaire de tester différentes techniques de restauration à différentes échelles spatiales. Par exemple, une étude récente en mésocosme a montré que l'ajout de composés phénoliques par le biais de copeaux de bois dont le mélèze laricin, l'épinette noire et le thuya occidental (*Thuya occidentalis*), permet d'inhiber les activités enzymatiques responsables de la décomposition de la cellulose sans nuire à la croissance de la sphaigne papilleuse (*S. papillosum*) (Alshehri et collab., 2020). Cette étude suggère aussi qu'il serait possible de réduire les flux de carbone vers l'atmosphère par l'ajout de copeaux de bois, sans nuire à la sphaigne, et laisse entrevoir des actions de restauration possible pour l'utilisation des arbres en place. Différentes techniques de coupe, d'ajout de composés phénoliques (copeaux de bois ou autres) et au besoin d'ensemencement de sphaignes devraient donc être testées en milieux naturels.

Remerciements

Nous remercions le rédacteur en chef adjoint, Claude Samson, et les évaluateurs anonymes pour leurs commentaires sur des versions antérieures de l'article. ◂

Références

ALSHEHRI, A., C. DUNN, C. FREEMAN, S. HUGRON, T.G. JONES et L. ROCHEFORT, 2020. A potential approach for enhancing carbon sequestration during peatland restoration using low-cost, phenolic-rich biomass supplements. Frontiers in Environmental Science, 8 : 48. https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00048.

ANDERSON, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology, 26 (1) : 32-46. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.

ANDERSON, M.J., K.E. ELLINGSEN et B.H. MCARDLE, 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecology Letters, 9 (6) : 683-693. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x.

BAZOGE, A., D. LACHANCE et C. VILLENEUVE, 2014. Identification et délimitation des milieux humides du Québec méridional. Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction de l'expertise en biodiversité et Direction de l'aménagement et des eaux souterraines, Québec, 108 p.

BEAULNE, J., M. GARNEAU, G. MAGNAN et É. BOUCHER, 2021. Peat deposits store more carbon than trees in forested peatlands of the boreal biome. Scientific Reports, 11 : 2657. https://doi.org/10.1038/s41598-021-82004-x.

BEAUREGARD, P., M. LAVOIE et S. PELLERIN, 2020. Recent gray birch (*Betula populifolia*) encroachment in temperate peatlands of eastern North America. Wetlands, 40 : 351-364. https://doi.org/10.1007/s13157-019-01186-3.

BERG, E.E., K.M. HILLMAN, R. DIAL et A. DERUWE, 2009. Recent woody invasion of wetlands on the Kenai Peninsula Lowlands, south-central Alaska: A major regime shift after 18000 years of wet *Sphagnum*–sedge peat recruitment. Canadian Journal of Forest Research, 39 (11) : 20332046. https://doi.org/10.1139/X09-121.

BLANCHARD, F., S. PELLERIN et M. POULIN, 2018. La tourbière de la base de plein air de Sainte-Foy : quatre décennies de changements floristiques. Le Naturaliste canadien, 142 (3) : 22-30. https://doi.org/10.7202/1050995ar.

BRISSON, J., 2009. Domaine de l'érablière à caryer cordiforme. Dans : ORDRE DES INGÉNIEURS FORESTIERS DU QUÉBEC (édit.). Manuel de foresterie, 2e édition. Éditions MultiMondes, Québec, p. 206-215.

BROUILLET, L., F. COURSOL, S.J. MEADES, M. FAVREAU, M. ANIONS, P. BÉLISLE et P. DESMET, 2010+. VASCAN, Base de données des plantes vasculaires du Canada. Disponible en ligne à : http://data.canadensys.net/vascan. [Visité le 2020-05-01].

CHOLET, J., 2010. Quelle place pour les arbres en tourbière? Dans : CHOLET, J. et G. MAGNON (édit.). Tourbières des montagnes françaises : nouveaux éléments de connaissance, de réflexion & de gestion. Pôle-relais Tourbières et Fédérations des Conservatoires d'espaces naturels, Frasne, France, p. 128-149.

CHYTRÝ, M., V. JAROŠÍK, P. PYŠEK, O. HÁJEK, I. KNOLLOVÁ, L. TICHÝ et J. DANIHELKA, 2008. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. Ecology, 89 (6) : 1541-1553. https://doi.org/10.1890/07-0682.1.

CRIADO, M.G., I.H. MYERS-SMITH, A.D. BJORKMAN, C.E.R. LEHMANN et N. STEVENS, 2020. Woody plant encroachment intensifies under climate change across tundra and savanna biomes. Global Ecology and Biogeography, 29 (5) : 925-943. https://doi.org/10.1111/geb.13072.

DAVIDSON, N.C., 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. Marine and Freshwater Research, 65 (10) : 934-941. https://doi.org/10.1071/MF14173.

DUBÉ, C., S. PELLERIN et M. POULIN, 2011. Do power line rights-of-way facilitate the spread of non-peatland and invasive plants in bogs and fens? Botany, 89 (2) : 91-103. https://doi.org/10.1139/B10-089.

DYDERSKI, M.K., A.K. GDULA et A.M. JAGODZIŃSKI, 2015. Encroachment of woody species on a drained transitional peat bog in 'Mszar Bogdaniec' nature reserve (Western Poland). Folia Forestalia Polonica, 57 (3) : 160-172. https://doi.org/10.1515/ffp-2015-0016.

FAUBERT, J., 2012. Flore des bryophytes du Québec–Labrador. Vol. 1 : Anthocérotes et hépatiques. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, 356 p.

FAUBERT, J., 2013. Flore des bryophytes du Québec–Labrador. Vol. 2 : Mousses, première partie. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, 402 p.

FAUBERT, J., 2014. Flore des bryophytes du Québec–Labrador. Vol. 3 : Mousses, seconde partie. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, 456 p.

FAVREAU, M., S. PELLERIN et M. POULIN, 2019. Tree encroachment induces biotic differentiation in *Sphagnum*-dominated bogs. Wetlands, 39 : 841-852. https://doi.org/10.1007/s13157-018-1122-6.

GUNNARSSON, U., N. MALMER et H. RYDIN, 2002. Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated mire ecosystems? A 40-year study. Ecography, 25 (6) : 685-704. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250605.x.

HASSEL, K., M.O. KYRKJEEIDE, N. YOUSEFI, T. PRESTØ, H.K. STENØIEN, J.A. SHAW et K.I. FLATBERG, 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. Journal of Bryology, 40 (3) : 197-222. https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1474424.

HO, J. et L.G. CHAMBERS, 2020. Willow-shrub encroachment affects physicochemical properties differently in two subtropical freshwater marshes. Wetland Ecology and Management, 28 : 389-395. https://doi.org/10.1007/s11273-019-09705-z.

HOLMGREN, M., C.-Y. LIN, J.E. MURILLO, A. NIEUWENHUIS, J. PENNINKHOF, N. SANDERS, T. VAN BART, H. VAN VEEN, H. VASANDER, M.E. VOLLEBREGT et J. LIMPENS, 2015. Positive shrub–tree interactions facilitate woody encroachment in boreal peatlands. Journal of Ecology, 103 (1) : 5866. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12331.

JAGODZIŃSKI, A.M., M.K. DYDERSKI, P. HORODECKI, K. RAWLIK et A.K. GDULA, 2018. Succession of tree species on drained bogs in 'Brzozowe Bagno koło Czaplinka' nature reserve, NW Poland. Polish Journal of Ecology, 66 (4) : 352-368. https://doi.org/10.3161/15052249PJE2018.66.4.004.

JUTRAS, S., H. HÖKKÄ, J. BÉGIN et A.P. PLAMONDON, 2006. Beneficial influence of plant neighbours on tree growth in drained forested peatlands: A case study. Canadian Journal of Forest Research, 36 (9) : 2341-2350.

KAMOCKI, A.J., A. KOŁOS et P. BANASZUK, 2017. Can we effectively stop the expansion of trees on wetlands? Results of a birch removal experiment. Wetlands Ecology and Management, 25 : 359-367. https://doi.org/10.1007/s11273-016-9522-y.

KAPFER, J., J.-A. GRYTNES, U. GUNNARSSON et H.J.B. BIRKS, 2011. Fine-scale changes in vegetation composition in a boreal mire over 50 years. Journal of Ecology, 99 (5) : 1179-1189. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01847.x.

LACHANCE, D., C. LAVOIE et A. DESROCHERS, 2005. The impact of peatland afforestation on plant and bird diversity in southeastern Québec. Écoscience, 12 (2) : 161-171. https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-2-161.1.

LAINE, J., H. VASANDER et R. LAIHO, 1995. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. Journal of Applied Ecology, 32 (4) : 785-802. https://doi.org/10.2307/2404818.

LANGDON, S.F., M. DOVCIAK et D.J. LEOPOLD, 2020. Tree encroachment varies by plant community in a large boreal peatland complex in the boreal-temperate ecotone of Northeastern USA. Wetlands, 40 : 2499-2511. https://doi.org/10.1007/s13157-020-01319-z.

LAPOINTE, M., 2014. Plantes des milieux humides et de bord de mer du Québec et des Maritimes. Éditions Michel Quintin, Montréal, 455 p.

LAVOIE, M., P. GRONDIN, C. CARON, A.C. LAROUCHE et V. POIRIER, 2022. Rapid mixed forest encroachment and the expansion of red maple (*Acer rubrum*) in a peatland: A dendroecological and paleoecological approach. Botany, 100 (8) : 677-690. https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0171.

LEGENDRE, P. et E.D. GALLAGHER, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia, 129 : 271-280. https://doi.org/10.1007/s004420100716.

LIMPENS, J., F. BERENDSE et H. KLEES, 2003. N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. New Phytologist, 157 (2) : 339-347. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00667.x.

LOISEL, J., S. VAN BELLEN, L. PELLETIER, J. TALBOT, G. HUGELIUS, D. KARRAN, Z. YU, J. NICHOLS et J. HOLMQUIST, 2017. Insights and issues with estimating northern peatland carbon stocks and fluxes since the Last Glacial Maximum. Earth-Science Reviews, 165 : 59-80. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.001.

MAGNAN, G., M. GARNEAU, É. Le STUM-BOIVIN, P. GRONDIN et Y. BERGERON, 2020. Long-term carbon sequestration in boreal forested peatlands in eastern Canada. Ecosystems, 23 : 1481-1493. https://doi.org/10.1007/s10021-020-00483-x.

[MFFP] MINISTÈRE DES FORÊTS, DE LA FAUNE ET DES PARCS, 2021. Classification écologique du territoire québécois. Direction des inventaires forestiers, gouvernement du Québec, 11 p. Disponible en ligne à : https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/inventaire/classification_ecologique_territoire_quebecois.pdf.

OHLSON, M., R.H. ØKLAND, J.-F. NORDBAKKEN et B. DAHLBERG, 2001. Fatal interactions between Scots pine and *Sphagnum* mosses in bog ecosystems. Oikos, 94 (3) : 425-432. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.940305.x.

PARADIS, É et L. ROCHEFORT, 2017. Management of the margins in cutover bogs: Ecological conditions and effects of afforestation. Wetlands Ecology and Management, 25 : 177-190. https://doi.org/10.1007/s11273-016-9508-9.

PASQUET, S., S. PELLERIN et M. POULIN, 2015. Three decades of vegetation changes in peatlands isolated in an agricultural landscape. Applied Vegetation Science, 18 (2) : 220-229. https://doi.org/10.1111/avsc.12142.

PELLERIN, S. et C. LAVOIE, 2003. Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. Journal of Ecology, 91 (6) : 1008-1021. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00834.x.

PELLERIN, S., M. LAVOIE et J. TALBOT, 2021. Rapid broadleave encroachment in a temperate bog induces species richness increase and compositional turnover. Écoscience, 28 (3-4) : 283-300. https://doi.org/10.1080/11956860.2021.1907976.

PELLERIN, S., M. MERCURE, A.S. DESAULNIERS et C. LAVOIE, 2009. Changes in plant communities over three decades on two disturbed bogs in southeastern Québec. Applied Vegetation Science, 12 (1) : 107-118. https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01008.x.

PIELOU, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience Edition, New York, 294 p.

PINCELOUP, N., M. POULIN, M.-H. BRICE et S. PELLERIN, 2020. Vegetation changes in temperate ombrotrophic peatlands over a 35 years period. PLoS ONE, 15 (2) : e0229146. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229146.

QIAN, H. et R.E. RICKLEFS, 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. Ecology Letters, 10 (8) : 737-744. https://doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01066.x.

SARKKOLA, S., H. HÖKKÄ, H. KOIVUSALO, M. NIEMINEN, E. AHTI, J. PÄIVÄNEN et J. LAINE, 2010. Role of tree stand evapotranspiration in maintaining satisfactory drainage conditions in drained peatlands. Canadian Journal of Forest Research, 40 (8) : 1485-1496. https://doi.org/10.1139/X10-084.

SHANNON, C.E. et W. WEAVER, 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Champaign, 144 p.

SHIN, Y.J., G.F. MIDGLEY, E.R.M. ARCHER, A. ARNETH, D.K.A. BARNES, L. CHAN, S. HASHIMOTO, O. HOEGH-GULDBERG, G. INSAROV, P. LEADLEY, L.A. LEVIN, H.T. NGO, R. PANDIT, A.P.F. PIRES, H.O. PÖRTNER, A.D. ROGERS, R.J. SCHOLES, J. SETTELE et P. SMITH, 2022. Actions to halt biodiversity loss generally benefit the climate. Global Change Biology, 28 (9) : 2846-2874. https://doi.org/10.1111/gcb.16109.

SIMPSON, E.H., 1949. Measurement of diversity. Nature, 163 : 688. https://doi.org/10.1038/163688a0.

SØRENSEN, T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant phytosociology based on similarity content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. Biologiske Skrifter, 5 : 1-34.

TOUSIGNANT, M.E., S. PELLERIN et J. BRISSON, 2010. The relative impact of human disturbances on the vegetation of a large wetland complex. Wetlands, 30 : 333-344. https://doi.org/10.1007/s13157-010-0019-9.

TURVEY, S.T. et J.J. CREES, 2019. Extinction in the Anthropocene. Current Biology, 29 (19) : 982-986. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.07.040.

U.S. ARMY CORPS OF ENGINEERS, 2020. National Wetland Plant List, version 3.5. Disponible en ligne à : https://wetland-plants.usace.army.mil/nwpl_static/v34/home/home.html#. [Visité le 2022-10-02].

VAN AUKEN, O.W., 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 31 : 197-215. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.197.

VAN BREEMEN, N., 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants. Trends in Ecology & Evolution, 10 (7) : 270-275. https://doi.org/10.1016/0169-5347(95)90007-1.

WARREN, R.J., I.M. ROSSELL, K.K. MOORHEAD et J.D. PITTILLO, 2007. The influence of woody encroachment upon herbaceous vegetation in a southern Appalachian wetland complex. The American Midland Naturalist Journal, 157 : 39-51. https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)157[39:TIOWEU]2.0.CO;2.

WERTEBACH, T.-M., N. HÖLZEL et T. KLEINEBECKER, 2014. Birch encroachment affects the base cation chemistry in a restored bog. Ecohydrology, 7 (4) : 1163-1171. https://doi.org/10.1002/eco.1447.

ZHANG, Y., F.X. SHI et R. MAO, 2019. *Alnus sibirica* encroachment promotes dissolved organic carbon biodegradation in a boreal peatland. Science of The Total Environment, 695 : 133882. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133882.

EN ACTION
POUR LA FAUNE EN DANGER

Grâce à la générosité de nos donateurs et aux contributions des chasseurs, des pêcheurs et des piégeurs, la Fondation de la faune soutient des projets de protection et de restauration d'habitats des espèces menacées et vulnérables du Québec.

Fondation de la faune du Québec

› **Faites un don :** www.fondationdelafaune.qc.ca

Yvan Bédard
PHOTONATURE
Ph.D. Prof. émérite
Neuville, Qc
Canada G0A 2R0
1-418-561-7046

yvan_bedard@hotmail.com
PHOTOS-LICENCES-COURS-CONSEILS
http://yvanbedardphotonature.com